TITRES

ET

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DU

DOCTEUR A. WEBER

NANCY
IMPRIMERIE ALBERT BARBIER
4, QUAI CHOISEUL, 4
1904

TITRES

Aide d'Anatomie, le 19 Novembre 1897.
Externe des Hôpitaux, Concours de 1898.
Prosecteur, le 16 octobre 1899.
Docteur en Médecine, le 11 juin 1903.

Prix du Certificat des Sciences physiques, chimiques et naturelles de la Faculté des Sciences de Nancy, 1896.
Prix d'Anatomie, 1898, et Prix de Thèse, 1903, de la Faculté de Médecine de Nancy.

PARTICIPATION A L'ENSEIGNEMENT

Démonstrations de pièces anatomiques, 1897 à 1903.
Conférences d'Embryologie, Semestre d'hiver, 1902-1903.
Conférences complémentaires d'Anatomie (Système nerveux périphérique). Semestre d'hiver, 1903-1904.

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

CLASSÉS PAR

ORDRE CHRONOLOGIQUE

---

1. — **Formations réticulées de l'oreillette droite et fosse ovale anormale d'un cœur humain adulte.** *Bibliographie anatomique*, T. VI, fasc. 1, 1898, p. 17 à 26. 1 fig.

2. — **Observations sur les premières phases du développement de l'hypophyse chez les Chéiroptères.** *Bibliographie anatomique*, T. VI, fasc. 3, 1898, p. 151 à 158. 5 fig.

3. — **Rein en fer à cheval** (Réunion biologique de Nancy, Séance du 22 décembre 1898). *Bibliographie anatomique*, T. VII, fasc 1, 1899, p. 19 à 20.

4. — En collaboration avec M. le Professeur A. Nicolas. — **Observations relatives aux connexions de la poche de Rathke et des cavités prémandibulaires chez les embryons de Canard.** *Comptes-rendus du XIIIe Congrès international de médecine, Paris 1900*, Section d'histologie et d'embryologie, p. 28 à 31.

5. — **Note sur la métamérie du cerveau antérieur chez quelques Oiseaux.** *Comptes-rendus du XIIIe Congrès international de médecine, Paris 1900*, Section d'histologie et d'embryologie, p. 31 à 36.

6. — En collaboration avec M. le Professeur A. Nicolas. — **Observations relatives aux connexions de la poche de Rathke et des cavités prémandibulaires chez les embryons de Canard.** *Bibliographie anatomique*, T. IX, fasc. 1, 1901, p. 4 à 8.

7. — **Contribution à l'étude de la métamérie du cerveau antérieur chez quelques Oiseaux.** *Archives d'anatomie microscopique*, T. III, fasc. 4, 1900, p. 369 à 423, avec 2 pl. et 4 fig. dans le texte.

8. — **Notes critiques sur l'étalement et les déformationa des coupee à la paraffine.** *Comptes-rendus de l'Association des Anatomistes*, 3e session, Lyon 1901, p 72 à 77, 3 fig. et 1 pl.

9. — **Lee premières phaaes du développement du pancréas chez le Canard.** *Bibliographie anatomique*, T. X, fasc. 1, 1902, p. 91 à 94.

10. — **Sur les origines dea ébauches pancréatiques chez le Canard.** *Comptes-rendus de l'Association des Anatomistes*, 4e session, Montpellier 1902, p. 58 à 66 avec 9 fig.

11. — **Recherchee eur le développement du foie chez le Canard.** *Bibliographie anatomique*, 1902, T. XI, fasc. 1, p. 20 à 30, avec 5 fig.

12. — **Une méthode de reconstruction graphique d'épaiseeurs et quelques-unea de ses applications à l'embryologie.** *Bibliographie anatomique*, 1902, T. XI, fasc. 1, p. 43 à 55, avec 14 fig.

13. — **Recherches sur les premières phases du développement du cœur chez le Canard.** *Bibliographie anatomique*, T. XI, fasc. 4, 1902, p. 197 à 216, avec 9 fig.

14. — **Rapports entre la torsion de l'embryon aur l'axe longitudinal et les phénomènea de dysaymétrie dana la production de l'amnios chez les Oiseaux.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1902, no 28, p. 1116 à 1117.

15. — **Observationa d'embryons d'Oiseaux anamniotes et normalement conformée.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1902, no 28, p. 1117 à 1118.

16. — **Notes de mécanique embryonnaire. — Etude dea premiers phénomènes de torsion sur l'axe longitudinal chez lea embryons**

d'Oissaux possédant un amnios normal ou totalement dépourvus de cette enveloppe (Influences de l'amnios et de la torsion cardiaque). *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, Paris 1903, n° 1, p. 75-92, avec 16 fig. et 1 pl.

17. — **Traduction du chapitre de BORN sur les méthodes de reconstruction dans le Manuel de technique microscopique de BÖHM et OPPEL.** Traduction E. de Rouville, 3e édition française, 1903, Paris. Vigot frères.

18. — **Quelques faits concernant le développement de l'intestin moyen et de ses glandes annexes chez les Oiseaux.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1902, n° 31, p. 1268 à 1269.

19. — **L'évolution des conduits pancréatiques chez les embryons de Canard.** *Bibliographie anatomique*, T. XI, 4e fasc. 1902, p. 265 à 266.

20. — **Variations dans le mode de formation des ébauches pancréatiques ventrales chez le Canard.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1903, n° 16, p. 581 à 582.

21. — **Où passe chez les Vertébrés adultes la limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen?** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1903, n° 16, p. 583 à 584.

22. — **Un organe excréteur rudimentaire dans la région cloacale des embryons d'Oiseaux.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1903, n° 17, p. 649 à 650.

23. — **L'extrémité caudale du canal de Wolff chez les embryons d'Oiseaux.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1903, n° 17, p. 650 à 651.

24. — **L'origine des glandes annexes de l'intestin moyen chez les Vertébrés.** *Thèse de Doctorat en médecine*, Nancy, 1903, in-8, 247 p. avec 11 pl. et 60 fig. dans le texte, et *Archives d'Anatomie microscopique*, T. V, fasc. 4.

25. — **L'origine des glandes annexee de l'intestin moysn chez les Amniotes.** *Comptes-rendus de l'Association des Anatomistes*, 5e session, Liège, 1903, p. 4 à 5.

26. — **A propos de la segmentation générale du corps des Vertéhrés.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris. 1903, nº 26, p. 1052 à 1053.

27. — En collaboration avec M. A. Buvignier. — **Les premières phases du développement de l'appareil pulmonaire chez le Canard.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1903, nº 26, p. 1057 à 1058.

28. — En collaboration avec M. A. Buvignier. — **Les premières phases du développement de l'appareil pulmonaire chez Miniopterus Schreibersii.** *Bibliographie anatomique*, 1903, T. XII, fasc. 5, p. 155 à 158.

29. — En collaboration avec M. le Dr P. Ferret. — **Lee conduits hiliaires et pancréatiquee chez le Canard domestique.** *Bibliographie anatomique*, 1903, T. XII, fasc. 5, p. 164 à 182, avec 8 fig.

30. — **Remarques à propos de la eegmentation du mésoderme chez les Amniotes.** *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft*, XVIIte Versammlung. Heidelberg, 1903, p. 19 à 22.

31. — En collaboration avec M. A. Buvignier. — **Absence de l'éhauche pancréatique ventrale gauche chez un embryon de Poulet.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1903, nº 32, p. 1393 à 1394.

32. — En collaboration avec M. A. Buvignier. — **Les premières phaees du développement du poumon chez les embryone de Poulet.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1903, nº 32, p. 1394 à 1395.

33. — En collaboration avec M. A. BUVIGNIER. — **La signification morphologique de l'ébauche pulmonaire chez les Vertébrés.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1903, n° 32, p. 1396 à 1397.

34. — En collaboration avec M. A. BUVIGNIER. — **L'origine des ébauches pulmonaires chez quelques Vertébrés supérieurs.** *Bibliographie anatomique*, T. XII, fasc. 6, 1903, p. 249 à 291, 15 fig. dans le texte.

35. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Nouveau procédé tératogénique applicable aux œufs d'Oiseaux.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, n° 2, p. 78 à 79.

36. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Recherches sur l'influence tératogénique de la lésion des enveloppes secondaires dans l'œuf de Poule.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, n° 2, p. 79 à 81.

37. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Malformations du système nerveux central de l'embryon de Poulet obtenues expérimentalement : I. Anomalies résultant de l'absence de fermature partielle ou totale de la gouttière nerveuse.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, n° 5, p. 187 à 188.

38. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **II. Absence de développement de portions de la plaque médullaire.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, n° 5, p. 189 à 190.

39. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **III. Anomalies des ébauches oculaires primitives.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, n° 6, p. 286 à 288.

40. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **IV. Cloisonnements et bourgeonnements du tube nerveux d'embryons de Poulets.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, n° 6, p. 288 à 290.

41. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Spécificité de l'action tératogénique de la piqûre des enveloppes secondaires dans l'œuf de Poule.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, n° 6, p. 284 à 286.

42. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Phénomènes de dédoublement du tube nerveux chez de jeunes embryons de Poulet.** *Bibliographie anatomique*, T. XIII, fasc. 1, 1904, p. 8 à 10.

43. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Anomalies de l'aire vasculaire de l'embryon de Poulet obtenues expérimentalement.** *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 1904, Vol. II, Notes et Revue, n° 4, p. LVII à LX.

44. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Influence de la piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf de Poule sur l'orientation de l'embryon.** *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1904, Vol. II, Notes et Revue, n° 4, p. LX à LXIII.

45. — **Restes de la valvule veineuse gauche dans le cœur humain adulte.** *Bibliographie anatomique*, T. XIII, fasc. 1, 1904, p. 11 à 19, avec 4 fig. dans le texte.

46. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Modifications apportées à la forme du corps de jeunes embryons d'Oiseau par les malformations du système nerveux central.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, n° 11, p. 519 à 520.

47. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **A propos de la parité des ébauches épiphysaires et paraphysaires chez l'embryon de Poulet.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*. Paris, 1904, n° 11, p. 520 à 522.

48. — En collaboration avec M. le Dr P. FERRET. — **Etude d'une monstruosité rare des embryons d'Oiseau, l'omentérie.**

Comptes-rendus de l'Association des Anatomistes, 6e réunion, Toulouse (sous presse).

49. — En collaboration avec M. R. Collin. — **Variations des insertions musculaires sur la tubérosité ischiatique.** *Comptes-rendus de l'Association des Anatomistes*, 6e session, Toulouse (sous presse).

50. — En collaboration avec M. le Dr P. Ferret. — **A propos de la piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf de Poule.** *Comptes-rendus de la Société de biologie*, Paris, 1904, no 15.

51. — **Collaboration à l'Année biologique.** Analyses critiques pour les années 1901-1902.

Les récents progrès des sciences microscopiques et de l'embryologie en particulier sont dus en grande partie aux perfectionnements qu'on apporte chaque jour à leur technique. Parmi les nombreux procédés qu'on y utilise, les différentes méthodes de reconstruction ont plus contribué que toutes autres à faciliter et à rendre plus précises les recherches embryologiques. C'est de ces méthodes que je me suis surtout servi, cherchant autant qu'il m'a été possible, à me rendre compte de leur valeur et au besoin à les perfectionner.

L'embryologie doit être considérée, de plus en plus, comme étant le moyen mnémonique le plus simple et le plus logique à donner à l'enseignement de l'anatomie humaine ou comparée. Plus encore que cette dernière, l'embryologie est susceptible de nous renseigner sur la signification morphologique des organes. On sait que la forme d'un organisme ou d'un organe est déterminée par deux groupes principaux de facteurs : des influences héréditaires, fixées souvent par une longue suite de périodes géologiques, et des conditions actuelles, inhérentes au milieu extérieur où vit l'animal.

Les premières phases du développement sont celles qui correspondent aux dispositions les plus simples ou les plus primitives des organismes. C'est dans leur période d'embryogénèse que les Vertébrés se rapprochent le plus les uns des autres, au point de vue morphologique et dévoilent les phases de transition qui les rattachent aux Invertébrés. La recherche de la première ébauche des organes offre une importance considérable pour l'étude du premier groupe de facteurs morphogènes : les influences ancestrales.

C'est par l'embryologie expérimentale qu'il est possible d'étudier les influences ambiantes et de se rendre compte de leur action sur le développement de l'embryon. Il semble qu'il faille renoncer définitivement à voir dans les faits tératologiques des retours ataviques, et que la recherche des moyens susceptibles de modifier l'évolution de l'œuf doive surtout contribuer à élucider la physiologie et la mécanique du développement. Dans cette voie tous les efforts doivent tendre vers un déterminisme expérimental rigoureux, permettant de diriger d'une façon donnée, l'évolution du germe. C'est là la véritable introduction à l'étude des variations anatomiques.

Les travaux que j'ai faits au laboratoire de M. le Professeur Nicolas, et dont on trouvera plus loin l'analyse, sont justifiés par les quelques considérations qui précèdent. Ils pourraient être classés en :

Recherches sur la technique,
Recherches sur la première origine d'un certain nombre d'organes,
Recherches d'embryologie expérimentale,
Applications des résultats de l'embryologie à l'anatomie humaine et comparee et à l'étude des anomalies.

J'ai préféré diviser leur résumé en chapitres correspondant à la classification habituellement adoptée dans les traités d'anatomie et d'embryologie.

TECHNIQUE

DÉFORMATIONS DES COUPES A LA PARAFFINE ÉTALEMENT DE CES COUPES (8)[1]

Il était à prévoir, à priori, que les coupes à la paraffine permettaient des déformations de l'objet inclus dans cette matière. La paraffine est en effet sans élasticité appréciable. La connaissance de ces déformations n'offre guère d'intérêt que dans les recherches de morphologie microscopique, dans l'étude des formes embryonnaires, par exemple, au moyen de la méthode de reconstruction plastique ; mais, par contre, il peut être utile à ceux qui font des recherches d'histologie de connaître la manière dont se fait l'étalement des coupes. J'ai donc cherché à me rendre compte de la valeur des déformations des coupes à la paraffine d'épaisseurs diverses mais usuelles, et dans quelle mesure l'étalement compensait ces déformations.

J'ai constaté ainsi une déformation assez considérable des dimensions de la coupe dans le sens du passage du rasoir, une augmentation très légère dans un sens perpendiculaire, c'est-à-dire parallèle au tranchant du rasoir.

L'étalement des coupes sur l'eau distillée et à chaud présente deux phénomènes bien distincts :

[1] Les chiffres entre parenthèses renvoient à la liste chronologique des publications scientifiques.

Un déplissement qui est complet au moment où la paraffine de la coupe va devenir transparente.

A ce phénomène, qui seul doit être utilisé, fait suite un peu avant la fusion de la paraffine une dislocation de ses cristaux.

J'ai proposé de nommer *déformation primaire* la déformation des coupes qui persiste après simple déplissement ; *déformation secondaire* la valeur des déformations immédiatement avant que la paraffine ne commence à fondre.

La déformation primaire semble être soumise à certaines lois. Dans les mêmes conditions d'expérience cette déformation est identique, tandis que la déformation secondaire est liée à un phénomène extrêmement complexe et variable, la dislocation des cristaux de paraffine.

De ces recherches, il résulte que pratiquement pour obtenir un étalement régulier des coupes à la paraffine, il ne faut pas dépasser une certaine température, variable pour chaque épaisseur de coupe et les différentes paraffines. Il faut se résigner ainsi à conserver des déformations assez considérables aux dimensions de la coupe, plutôt qu'à soumettre les différents tissus qui la composent à la dislocation des cristaux de paraffine. Cette dislocation, qui doit être maxima dans les espaces intercellulaires ou dans l'intervalle des feuillets embryonnaires, peut provoquer une dissociation fâcheuse des éléments de la coupe.

On trouvera aussi dans le chapitre technique de ma thèse de doctorat en médecine (24), quelques renseignements pratiques pour obtenir un étalement aussi régulier que possible, des coupes à la paraffine.

NOUVELLE MÉTHODE DE RECONSTRUCTION GRAPHIQUE SES APPLICATIONS (12)

Les méthodes de reconstruction sont les méthodes de choix en embryologie. Les unes, telle que la méthode de reconstruction graphique de Kastschenko, permettent la projection suivant différents axes, des

contours de l'embryon tout entier ou de ses organes. Les autres cherchent à reproduire dans l'espace, à un fort grossissement, l'objet étudié. Parmi ces dernières, la méthode de reconstruction plastique de Born est la plus perfectionnée. Elle permet une véritable dissection de l'embryon à des grossissements très considérables. Dans certains cas, il peut y avoir intérêt à connaître aussi exactement que possible, les variations d'épaisseur d'un organe tel qu'un feuillet embryonnaire. Les méthodes de reconstructions employées sont insuffisantes pour donner des résultats sur ce point. Mes recherches sur l'évolution du feuillet intestinal primitif, recherches qu'on trouvera exposées plus loin, m'ont amené à imaginer une méthode de reconstruction graphique d'épaisseurs. Voici comment je procède :

Après avoir fait choix d'un axe pour orienter la reconstruction, je projette sur un plan tous les points où le feuillet ou l'organe étudié ont la même épaisseur. Ces épaisseurs sont mesurées sur les dessins des coupes. Avec un grossissement de 200 diamètres, en se servant du millimètre comme unité de mesure, il est possible de fixer sur chaque dessin la position des points où le feuillet étudié a une épaisseur de $\frac{1^{mm}}{200}$ c'est-à-dire 5 μ. La projection de ces points est faite sur un plan adopté, ou mieux sur des portions de plans qu'on place les unes à côté des autres, dans un plan principal unique, celui du dessin de la reconstruction. En joignant par des lignes la projection des points d'égale épaisseur, on obtient des courbes délimitant des plages, où la variation de l'épaisseur du feuillet est inférieure à 5 μ, pour le grossissement indiqué, dans une même plage, supérieure à 5 μ d'une plage à l'autre. En recouvrant chaque zone délimitée par une courbe d'égale épaisseur, d'une teinte appropriée, on obtient une reconstruction représentant le feuillet étudié, par transparence ; les zones les plus teintées correspondent aux régions les plus épaisses.

Les renseignements que donne cette méthode peuvent être complétés utilement par la projection graphique ordinaire. Cette méthode parait surtout appelée à rendre service dans l'étude des premières phases embryonnaires. Il n'est souvent pas possible à ce moment d'examiner l'embryon ou l'un de ses organes par transparence. Il y a souvent un

très grand intérêt à se rendre compte, aussi exactement que possible des variations dans l'épaisseur d'un feuillet. J'ai appliqué cette méthode de reconstruction par courbes d'égales épaisseurs, à l'étude du développement du feuillet digestif embryonnaire. Elle me paraît être la méthode de choix pour les recherches sur l'évolution de la plaque et de la gouttière nerveuse, spécialement au point de vue de la métamérie, sur la formation de la ligne primitive chez les Amniotes et en général sur l'évolution des différents feuillets embryonnaires.

EMBRYOLOGIE GÉNÉRALE ET EMBRYOGÉNIE

MÉTAMÉRIE EMBRYONNAIRE (5, 7, 18, 24, 26)

On sait que la plupart des ébauches des principaux organes des Vertébrés sont segmentées, c'est-à-dire formées de portions semblables, juxtaposées en séries longitudinales. Le système musculaire, excréteur, même certaines parties du tube digestif telles que la région branchiale, présentent une disposition segmentaire très nette, qui persiste souvent chez l'adulte. Dans d'autres organes, cette métamérie est plus difficile à mettre en lumière ; ainsi dans le cerveau antérieur primitif des Vertébrés supérieurs.

Pour ce qui a trait à la métamérie de ce segment cérébral, mes recherches ont porté sur des embryons de Faisan doré et de Poulet (5, 7), on trouvera plus loin, au chapitre du système nerveux, leurs résultats systématiques. Je me bornerai à indiquer ici les caractères que présentent les neuromères ou segments nerveux que j'ai observés.

Ce sont des dilatations annulaires du tube cérébral, séparées par des constrictions intermédiaires, orientées suivant un plan perpendiculaire à l'axe du tube nerveux. Au stade le plus jeune (40 heures d'incubation) ces dilatations annulaires sont, chez le Faisan doré, absolument régulières et symétriques. Elles se traduisent sur les parois des vésicules cérébrales, à l'extérieur par des bourrelets latéro-dorsaux, à l'intérieur par des gouttières possédant une orientation identique. Les premiers

sont séparés par des sillons, les secondes par des crêtes; crêtes et sillons se correspondent comme bourrelets et gouttières. Chacun des segments correspondant à un renflement extérieur du tube nerveux, et limité par un sillon, possède les caractères fondamentaux du neuromère type, tels que les a décrits ORR : Les caractères de topographie que je viens brièvement d'indiquer sont bien ceux de neuromères ; ceux de structure microscopique s'accordent aussi avec les données de ORR et de HILL. Les cellules des segments nerveux que j'ai observés ont une disposition radiaire. Au niveau des dilatations neuromériques, les noyaux des cellules de la paroi, sont rangés près de la surface externe; ils se rapprochent de la surface interne au niveau des constrictions intersegmentaires.

J'ai ainsi délimité cinq segments dans le cerveau antérieur primitif d'embryon de Poulet et quatre chez les embryons de Faisan doré. J'indiquerai plus loin quelle est leur destinée.

Deux groupes d'organes paraissaient jusqu'ici échapper à la constitution segmentaire : les ébauches des glandes annexes de l'intestin moyen et la corde dorsale.

Au moyen de ma méthode de reconstruction graphique d'épaisseurs, j'ai constaté que chez les Amniotes, le premier rudiment du pancréas dorsal est formé de segments superposables à ceux du mésoderme (18, 24).

D'après leur position, j'ai nommé ces segments, hypocœlomiques ou hypocordaux. Ils sont non seulement caractérisés par l'épaisseur plus grande du feuillet entodermique à leur niveau, par les zones minces qui les séparent, mais aussi par l'abondance des cellules en karyokinèse. Les divisions cellulaires sont très rares en dehors de ces segments. J'ai pu limiter à quatre paires de segments hypocœlomiques et à quatre segments hypocordaux l'ébauche du pancréas dorsal de l'Orvet, du Canard et d'un Chéiroptère, le Minioptère Ce résultat concorde parfaitement avec ceux de MAYR et de STÖHR, qui ont figuré l'ébauche du pancréas dorsal des Sélaciens et des Amphibiens s'étendant au-dessous de quatre protovertèbres.

La première ébauche du foie m'a paru, par la même méthode et chez les mêmes animaux, formée d'un certain nombre d'épaississements,

disposés segmentairement ; c'est ce que j'ai nommé les tubercules hépatiques (24). Par suite de leur incorporation précoce dans la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, il m'a été impossible jusqu'ici, de voir quels étaient leurs rapports avec les protovertèbres.

En ce qui concerne la corde dorsale, j'ai constaté un certain nombre de fois qu'elle présentait un aspect moniliforme dans la région céphalique de jeunes embryons d'Oisesux (26). Ce fait n'est pas constant et même fort rare. Mais je dois rappeler que la segmentation de certains organes tels que le système nerveux central est assez fugace et ne se montre nettement qu'aux phases les plus précoces de leur formation ; c'est là un argument qui permet de considérer la segmentation du corps de l'embryon comme une disposition héritée des ancêtres des Vertébrés.

Aux stades où l'on observe d'ordinaire la corde dorsale, cet organe n'est plus à l'état d'ébauche, mais a presque acquis son maximum de développement ; en l'absence de masses axiales de mésenchyme, elle joue seule le rôle de squelette embryonnaire. Je me suis donc adressé à des embryons très jeunes où apparaissait l'ébauche de la corde dorsale. J'ai utilisé des embryons de Minioptère. Par reconstruction graphique d'épaisseur et par examen de coupes sagittales, j'ai observé un véritable aspect segmentaire de la plaque cordale. Cette segmentation n'est pas toujours due à des différences d'épaisseur, mais quelquefois au groupement très particulier des cellules. Peu de temps après que la corde s'est isolée du feuillet intestinal proprement dit, elle offre encore une disposition nettement segmentaire principalement dans son tiers postérieur : les mitoses de ces cellules sont groupées surtout au centre de chaque segment et le canal cordal paraît lui aussi se tronçonner d'une manière identique.

Cette segmentation primitive disparaît totalement chez des embryons de Minioptère plus âgés. Au stade où elle est nettement visible, il n'est pas possible de trouver trace de segment mésodermique dans la région postérieure de l'embryon ; les neuromères sont assez peu nets, les segments cordaux semblent du reste coïncider à peu près avec leurs limites.

Il n'est pas invraisemblable que chez les Oiseaux pareilles dispositions primitives se rencontrent ; l'état segmenté de la corde pourrait persister ou réapparaître dans certains cas.

S'il n'est pas permis d'affirmer que cette segmentation de la corde dorsale concorde avec la segmentation générale du corps, qu'en un mot ces segments soient métamériques, il n'est plus possible de nier cette segmentation générale, en s'appuyant sur l'absence de segmentation des ébauches des glandes annexes de l'intestin moyen et de la corde dorsale.

J'ajouterai que dans toutes ces recherches, je me suis toujours placé à un point de vue purement morphologique. J'ai considéré la métamérie ou segmentation générale du corps des Vertébrés, comme étant la correspondance exacte des limites entre les segments particuliers de chaque organe, en faisant abstraction de toute explication hypothétique ou métaphysique, qu'il est possible d'attribuer à pareille disposition.

MÉCANIQUE DU DÉVELOPPEMENT

PHÉNOMÈNES DE TORSION DES EMBRYONS D'AMNIOTES

(14, 15, 16)

Les embryons des Vertébrés présentent au début de leur développement, une symétrie bilatérale parfaite par rapport au plan médian sagittal ; ils sont alors complètement rectilignes et c'est par leur face ventrale qu'ils sont en contact avec le vitellus ou la vésicule blastodermique qui la représente. Les embryons des Anamniotes n'ont ultérieurement qu'une torsion sur un axe latéral, qui se produit dans un seul plan et qui tend à les enrouler autour du vitellus.

Chez les Amniotes, il apparaît très tôt une torsion de l'embryon sur son axe longitudinal ; cette torsion débute à la région céphalique et se propage jusqu'à l'extrémité caudale. Ce phénomène a pour résultat de donner à l'embryon une position telle qu'il repose sur le vitellus par la face latérale gauche. Le sens de cette torsion paraît très constant : lorsqu'il est inversé, il ne s'accompagne pas forcément d'hétérotaxie. Quelle est la cause de cette torsion ? Mes recherches sur des embryons d'Oiseaux me font croire qu'elle est due au développement de l'amnios.

Kœlliker du reste, a fait remarquer depuis longtemps que la torsion sur l'axe longitudinal se produit au moment de la première apparition du capuchon amniotique céphalique. Les corrélations entre le degré de cette torsion et le développement de l'amnios sont parfaitement indiquées dans les planches de l'atlas de Mathias Duval. Pour ces différentes rsisons : apparition de la torsion sur l'axe longitudinal chez les embryons des Amniotes, simultanéité de la production de cette torsion et de la formation du premier repli de l'amnios, maximum de torsion au niveau du point où l'embryon est en contact avec le capuchon amniotique céphalique, je crois qu'il est permis de supposer que cette torsion sur l'axe longitudinal dépend de l'existence de l'amnios (14, 15, 16.) Les phénomènes de dyssymétrie dans la production de cette enveloppe embryonnaire (voir le chapitre des Enveloppes) ne permettent pas d'expliquer le sens de la torsion sur l'axe longitudinal, cette dyssymétrie étant de même sens quand la torsion de l'embryon est inversée.

Lorsque chez des embryons parfaitement normaux, il y a absence d'amnios, la torsion normale sur l'axe longitudinal ne se produit pas. Sous l'influence de la pression du liquide sanguin qui circule dans l'ébauche du cœur, il se produit une légère torsion, inverse de celle des embryons pourvus d'amnios, dans la partie céphalique de l'embryon ; des projections graphiques montrent qu'il y a un véritable déroulement de l'anse cardiaque qui, fixée au blastoderme par les veines omphalo-mésentériques, agit seulement par son extrémité mobile sur la tête de l'embryon.

La torsion sur l'axe longitudinal des embryons d'Amniotes est un phénomène grâce auquel peut se produire un enroulement sur un axe transversal et permet ainsi à un embryon très allongé comme celui des Reptiles ou probablement ceux des ancêtres des Oiseaux et des Mammifères, d'occuper un minimum de place dans la cavité du sac amniotique. Ces deux torsions principales me paraissent être des effets de l'accommodation à l'habitat intra-amniotique, apparu chez les Vertébrés dont les œufs ont un développement terrestre.

LOIS GÉOMÉTRIQUES RÉGLANT LA POSITION OU LES PREMIERS DÉVELOPPEMENTS DES ORGANES DE L'EMBRYON (24, 30)

En traçant des graphiques, indiquant la position par rapport aux protovertèbres d'un certain nombre de points, que j'ai déterminés très précocement chez les embryons d'Amniotes, Orvet, Canard, Minioptère, tels que la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, le bord antérieur et postérieur du pancréas dorsal, l'extrémité craniale de la première ébauche du canal segmentaire, j'ai obtenu des résultats qui peuvent être interprétés différemment en ce qui concerne la formation des segments mésodermiques (30).

En admettant avec Kopsch et Fischel que les protovertèbres s'accroissent uniquement dans le sens cranio-caudal, mes graphiques montrent que la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, l'extrémité céphalique du canal segmentaire, l'ébauche du pancréas dorsal reculent progressivement vers l'extrémité caudale de l'embryon, mais de telle sorte que le rapport entre le nombre des protovertèbres situées en avant du bord antérieur du pancréas dorsal, et celui des protovertèbres situées en arrière est un rapport constant.

J'ai proposé une autre interprétation de ces faits; j'ai pu constater en effet, contrairement à ce qu'avance Fischel que chez de très jeunes embryons de Canard et de Minioptère, il se forme en avant de la protovertèbre la plus antérieure, l'ébauche d'un nouveau segment mésodermique. D'après ma manière de voir, le bord antérieur du pancréas dorsal serait un point fixe, en avant et en arrière duquel s'ajouteraient les protovertèbres dans un rapport constant et invariable pour une espèce déterminée.

ENVELOPPES EMBRYONNAIRES

FORMATION ET SIGNIFICATION DE L'AMNIOS (15, 16)

Mes observations d'embryons d'Oiseaux complètement dépourvus d'amnios mais bien conformés, la coquille de l'œuf étant intacte, s'élèvent contre la théorie purement mécanique de formation de l'amnios, par enfoncement de l'embryon dans le vitellus. Il faut chercher la raison d'être de l'amnios dans une nécessité d'ordre physiologique : la présence d'un liquide dans lequel baigne l'embryon. Il faut remarquer néanmoins que cette nécessité n'a rien d'absolu, comme Dareste l'a indiqué et comme le confirment mes observations. Indépendamment de son rôle de protection qui atténue les chocs et les traumatismes extérieurs, l'amnios enveloppe l'embryon d'un milieu liquide. Les conditions de l'évolution des Amniotes sont ainsi rapprochées de celles du développement des Anamniotes.

Les replis amniotiques latéraux sont considérés généralement comme n'ayant pas d'individualité propre, leur accroissement résultant seulement de la continuation du processus mécanique qui leur a donné naissance.

Contrairement à cette opinion, j'ai constaté au sommet des replis amniotiques des Oiseaux, des épaississements de l'ectoderme où se manifeste une grande activité cellulaire. C'est la *zone de suture amniotique* au niveau de laquelle se fait la soudure des replis qui recouvrent ainsi

l'embryon. Lorsque cette union a lieu, il y a formation d'une masse ectodermique compacte qui se réduit bientôt à une mince suture, par suite de phénomènes de dégénérescence cellulaire.

La position des zones de suture amniotique, qui sont en même temps des zones d'accroissement pour les replis amniotiques latéraux, est asymétrique par rapport à l'axe longitudinal de l'embryon. La zone gauche est plus voisine de la ligne médiane que celle du côté droit ; ceci de même chez les embryons dont la torsion sur l'axe longitudinal est inversée.

Les zones de suture amniotique existent avec leurs mêmes caractères dans les régions du blastoderme où les rudiments des plis amniotiques n'ont pas encore fait leur apparition et chez les embryons totalement dépourvus d'amnios. Leur présence ne peut donc expliquer à elle seule la formation du sac amniotique.

APPAREIL DIGESTIF ET DÉRIVÉS

DIVISIONS DU TUBE DIGESTIF (21, 24)

Les opinions sont très partagées en ce qui concerne la limite entre l'intestin céphalique ou respiratoire et l'intestin moyen ou digestif.

Des raisons tirées de l'anatomie de l'*Amphioxus* et des Tuniciers amenèrent BALFOUR et GEGENBAUR à placer le début de l'intestin moyen au duodénum. MAURER considère aussi l'estomac comme appartenant à l'intestin antérieur ou céphalique.

Mes recherches (21 et 24) ont confirmé l'opinion ancienne de REMAK et la division plus récente adoptée par le Professeur PRENANT. L'estomac, la première portion du duodénum, le foie, se développent aux dépens du même segment du tube digestif. La glande hépatique appartient indiscutablement à l'intestin moyen ou digestif. Les données histologiques s'accordent parfaitement avec les résultats embryologiques pour placer la limite postérieure de l'intestin céphalique à l'union de l'œsophage avec l'estomac.

ORIGINE DES GLANDES ANNEXES DE L'INTESTIN MOYEN

(18, 24, 25)

Etablir quelle est l'origine des glandes annexes de l'intestin moyen des Vertébrés est de toute première importance pour connaître les rapports et la signification morphologiques de ces organes.

Chez les embryons d'Anamniotes comme chez les Procordés adultes, les glandes annexes de l'intestin moyen apparaissent dans une région bien limitée. Celle-ci est située à l'extrémité antérieure de cet intestin digestif, région à laquelle Kupffer, Laguesse et plusieurs autres auteurs ont donné le nom de zone hépato-pancréatique. Il est malaisé de caractériser mieux et autrement que par des rapports de voisinage entre les différentes ébauches hépatiques et pancréatiques, la zone hépato-pancréatique intestinale des embryons anamniotes. A part les Cyclostomes où la glande pancréatique annulaire marque suffisamment, avec le foie, les limites de cette zone, les autres Anamniotes ont sans doute les dispositions primitives et ancestrales de leur zone glandulaire hépato-pancréatique, voilées par l'abondant vitellus qui remplit et déforme le corps de leurs éléments cellulaires.

Chez les Amniotes, au moment où se constituent le foie et le pancréas la pureté des traits cellulaires n'est pas altérée par des amas vitellins. Tandis que chez les Anamniotes les cellules d'une même région, appartenant à un même feuillet, ont des dimensions et des formes très variables, il n'en est pas de même chez les Amniotes.

Je me suis efforcé de rechercher dans les embryons de ces animaux, spécialement chez les Oiseaux, les limites de la région purement digestive de l'intestin moyen, la zone hépato-pancréatique. Grâce à l'emploi de ma méthode de reconstruction graphique d'épaisseurs, j'ai pu montrer que chez le Canard, le foie, les pancréas ventraux et dorsal apparaissaient à des stades très précoces du développement, au moment où commence à s'édifier aux dépens de l'entoderme primitif, feuillet très

mince, la gouttière intestinale dont les parois sont plus épaisses et qui se transformera en tube digestif. Le foie et le pancréas tirent leur origine des mêmes processus qui édifient les parois du futur intestin. Tandis que la région de la gouttière digestive se distingue du reste de l'entoderme qui ne servira pas à la constitution de l'intestin, par une épaisseur plus considérable, un bourrelet annulaire de l'intestin moyen se forme ; cet anneau massif, qui se décompose en plusieurs séries de tubercules à disposition segmentaire, peut se diviser d'après les rapports qu'il affecte vis-à-vis des organes voisins en régions vitellines, veineuses, hypocœlomiques et hypocordales. La première et la plus antérieure constitue le matériel cellulaire nécessaire à la production du foie ; des régions hypocœlomiques et hypocordales naîtra le pancréas dorsal ; les régions veineuses donneront naissance aux pancréas ventraux. La même méthode m'a permis de faire des constatations identiques chez un Reptile, l'Orvet, et un Mammifère, le Minioptère.

L'ébauche du foie et les ébauches du pancréas qui donnent des glandes bien distinctes chez l'adulte, dérivent donc chez le jeune embryon d'un même anneau entodermique épaissi, l'anneau hépato-pancréatique. L'apparition très précoce de cet anneau, les dispositions segmentaires des épaississements qui le composent, m'ont amené à édifier une hypothèse sur la signification des glandes annexes de l'intestin moyen. Je pense que l'intestin moyen des ancêtres des Vertébrés possédait une formation répandue sur toutes ses parois, aux dépens de laquelle se sont différenciés le foie et les pancréas. Cette formation était essentiellement constituée par des séries d'unités glandulaires, de diverticules, par exemple, débouchant dans la région du tube digestif qui faisait suite à l'intestin respiratoire. Chacune de ces séries de glandes était disposée circulairement par rapport à l'intestin et correspondait à un segment mésodermique. L'arrangement de ces différents diverticules était le même pour chacun de ces segments glandulaires, c'est-à-dire que ces diverticules formaient également des séries longitudinales, appartenant à des *adénomères* [1] différents, mais qui possédaient toutes un point commun : leur rapport avec un même organe de l'animal, soit la corde, soit le cœlome, soit le système veineux intestinal ; d'où l'exis-

[1] De ἀδήν, glande et μέρος, segment

tence de diverticules hypocordaux, hypocœlomiques et veineux. Le schéma des figures 1 et 2 montre ce qu'était l'intestin moyen des ancêtres des Vertébrés d'après mon hypothèse.

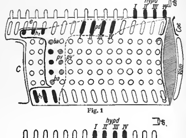


Fig. 1

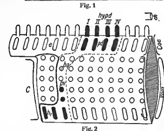


Fig. 2

Fig. 1 et 2. — Schémas représentant la disposition des unités glandulaires dans l'intestin moyen des ancêtres des Vertébrés. Chacune de ces unités glandulaires fait partie d'un *adénomère* ou segment glandulaire, disposé annulairement autour du tube digestif. Les séries longitudinales d'unités glandulaires ont des rapports variables. Les unes sont sous la corde dorsale *ch*, ou hypocordales, d'autres recouvertes par le cœlome *cœ*, hypocœlomiques, ou sous-jacentes aux veines vitellines (*vom*); ce sont les unités veineuses ou vitellines. En *c* est l'ébauche du cœur.

Les unités glandulaires figurées en noir sont celles qui persistent chez les Amniotes actuels. La figure 1 se rapporte aux embryons de Canard, la figure 2 aux embryons d'Orvet et de Minioptère. En pointillé sont indiquées les limites de l'anneau hépato-pancréatique ; *hypd*, I, II, III et IV, tubercules hypocordaux du pancréas dorsal; *pd* I, II, III et IV, épaississements hypocœlomiques du pancréas dorsal; *pv*, *pv'*, unités glandulaires des zones pancréatiques ventrales principale et accessoire; *ba*, bourgeons accessoires du pancréas ventral; h_1, tubercules hépatiques; h_2 portion des épaississements hypocœlomiques donnant naissance au diverticule hepatique cranial du Canard; *e*, future région stomacale; un trait plein indique le recul de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, qui donne naissance aux diverticules hépatiques.

INDIVIDUALISATION DES ÉBAUCHES HÉPATIQUES ET PANCRÉATIQUES AUX DÉPENS DES ÉPAISSISSEMENTS DE L'ANNEAU HÉPATO-PANCRÉATIQUE (20, 24, 31)

En ce qui concerne le foie, j'ai pu constater que les épaississements hépatiques de l'anneau hépato-pancréatique contractaient avec la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal un rapport constant. La situation de cette lèvre ombilicale et par conséquent de l'*aditus anterior* présente une fixité remarquable pendant une période assez longue du développement. Chez les Reptiles et les Mammifères, le diverticule hépatique se constitue par soudure des lèvres de la gouttière digestive immédiatement en arrière du bord fixe de l'ombilic intestinal, et par un phénomène de constriction qui isole de la zone hypocœlomique les épaississements hépatiques et les englobe dans la paroi du diverticule.

Chez les Oiseaux, tels que le Canard, seul le diverticule hépatique caudal prend naissance comme le cœcum hépatique primitif des Reptiles et des Mammifères. Un processus de constriction s'est surajouté à celui qui isole le diverticule caudal ; ainsi s'est constitué aux dépens des zones hypocœlomiques un nouveau diverticule, le diverticule dorsal. De ces deux conduits hépatiques primitifs, le caudal est donc seul homologable au diverticule unique des Reptiles et des Mammifères.

L'orientation de l'anneau hépato-pancréatique par rapport à l'axe du tube digestif, varie suivant les espèces. Chez les Oiseaux, cet anneau est très fortement oblique par rapport à l'axe théorique du futur intestin moyen ; chez les Reptiles et les Mammifères, au contraire, sa direction se rapproche beaucoup d'une position perpendiculaire à l'axe du tube digestif. La conséquence de ce fait est la suivante : tandis que chez le Canard, les différents éléments de l'anneau hépato-pancréatique sont situés à une distance souvent considérable les uns des autres, chez l'Orvet et le Minioptère, les différentes zones précitées sont pressées les unes contre les autres, et presque toutes également voisines de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen.

Il en résulte que chez ces derniers animaux, lorsque les phénomènes de constriction signalés plus haut donnent naissance à l'ébauche hépatique, la zone de l'anneau hépato-pancréatique, qui donnera naissance aux pancréas ventraux est englobée dans la base du diverticule hépatique, ce qui ne se produit pas chez le Canard. Dans d'autres espèces, il est très probable que l'anneau hépato-pancréatique est perpendiculaire à l'axe intestinal et les pancréas ventraux ne sc forment pas. Leurs ébauches paraissent donc se développer où elles en trouvent la place et quand elles ne sont pas précocement englobées dans celle du foie.

Chez le Canard, la région de l'anneau hépato-pancréatique qui donnera naissance aux premiers rudiments des pancréas ventraux, paraît être formée par la réunion de deux parties de l'anneau, une portion principale et une accessoire.

L'individualisation des ébauches pancréatiques ventrales, paraît être soumise à un certain nombre de variations ; chez le Canard, selon que son apparition est précédée ou non d'une évagination de la zone veineuse, les trois diverticules principaux qui la constituent seront branchés sur l'intestin, par l'intermédiaire d'un conduit unique, ou directement, et isolés les uns des autres. En plus de ces diverticules apparaissent, aux dépens de la même zone, des tubercules pleins ou des des rudiments de diverticules, qui se perdent dans la base des diverticules hépatiques primitifs et n'ont qu'une existence éphémère.

J'ai observé ces bourgeons pancréatiques ventraux accessoires chez le Canard, et j'en ai retrouvé la trace chez l'Orvet.

Chez le Poulet qui possède habituellement deux ébauches pancréatiques, j'ai observé un embryon de 73 heures d'incubation qui ne présentait qu'une ébauche ventrale (31).

La formation du pancréas dorsal se fait par un processus très simple, une évagination de la région dorsale de la gouttière digestive. Dans les parois de la gouttière ainsi formée, sont incluses quatre paires d'épaississements segmentaires de la région hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique et quatre tubercules hypocordaux.

ÉVOLUTION ULTÉRIEURE DES ÉBAUCHES HÉPATIQUES ET PANCRÉATIQUES CHEZ LES OISEAUX

FOIE (11, 29)

Ces recherches ont porté sur le Canard. Son ébauche hépatique est constituée par deux diverticules qui prennent naissance par le processus indiqué plus haut. C'est le diverticule ventral ou caudal qui est le plus précoce. Les deux conduits primitifs sont de taille très inégale ; il se fait entre eux deux groupes d'anastomoses, de chaque côté du *sinus reuniens*. Les travées épithéliales de l'ébauche hépatique se multiplient de plus en plus et contractent avec des ébauches vasculaires sanguines des rapports caractéristiques, le foie s'accroît considérablement en volume et prend l'aspect bilobé.

Les canaux excréteurs dérivent des conduits hépatiques primitifs. Du diverticule cranial est né le canal hépato-entérique sur lequel se développe temporairement une dilatation comparable à la vésicule biliaire.

Le diverticule caudal reste toujours perméable, à un certain stade, il peut se diviser en trois portions, un canal hépato-cystique, une portion cystique, ébauche de la vésicule biliaire, et un canal cystico-entérique. L'ébauche de la vésicule biliaire s'isole en partie du conduit hépatique caudal primitif et débouche dans le canal cystique, dérivé du canal cystico-entérique, au même niveau qu'un canal venu du parenchyme hépatique et qui correspond au canal hépato-cystique des embryons moins développés.

PANCRÉAS (9, 10, 19, 24, 29)

Chez certains embryons de Canard, les ébauches pancréatiques ventrales sont représentées par trois diverticules isolés l'un de l'autre. Cette disposition persiste peu ; la portion proximale des diverticules s'isole de

l'intestin par un phénomène d'enfoncement et de pédiculisation d'une portion de la paroi intestinale. Les trois petits canalicules s'ouvrent désormais par un canal commun, ébauche du conduit pancréatique ventral de l'adulte.

Très fréquemment cependant, un des diverticules de l'ébauche pancréatique ventrale gauche échappe à cet englobement dans un conduit excréteur commun et reste isolé entre les deux ébauches pancréatiques ventrales et l'abouchement des conduits hépatiques. C'est un petit bourgeon creux qui ne se ramifie pas et ne donne pas de tissu pancréatique.

Le tissu glandulaire né de l'ébauche dorsale se fusionne vers la 120ᵉ heure avec le bourgeon pancréatique ventral droit. Plus tard l'ébauche ventrale gauche se soude aussi à la masse précédemment constituée.

Les changements de rapports des canaux pancréatiques sont dus à ce moment à la formation de l'anse duodénale telle qu'on la trouve chez le Canard adulte. Les conduits pancréatiques ventraux viennent aborder l'intestin à un niveau un peu plus rapproché de l'estomac que celui où se jettent les voies biliaires. Le canal pancréatique dorsal qui se jetait près du sommet de l'anse duodénale, disparaît complètement vers la 290ᵉ heure de l'incubation.

— Les canaux excréteurs biliaires et pancréatiques des Oiseaux adultes présentent de grandes variations dans leur nombre et leur rapport. J'ai étudié leur disposition et leur structure chez le Canard adulte (29).

La vésicule biliaire possède une paroi mince avec replis nombreux et persistants du côté de la cavité. Elle est formée par une tunique séreuse, une celluleuse, une musculeuse, celle-ci peu développée, et par une muqueuse. Les cellules épithéliales qui tapissent l'intérieur de la vésicule, sont cylindriques pour la plupart ; cubiques dans le fond de petites cryptes de la muqueuse. Elles ne présentent pas à ce niveau de manifestation d'une activité sécrétoire.

Le canal cystico-entérique qui fait suite insensiblement à l'ampoule biliaire présente des replis muqueux très développés, formant vraisemblablement un obstacle infranchissable au passage d'un corps, de la vésicule dans l'intestin.

Les conduits hépato-cystiques rattachent la vésicule biliaire au parenchyme hépatique. Ils présentent des variations de nombre et une position très particulière, dans la paroi même de la vésicule biliaire. Un seul de ces conduits est visible à l'œil nu. Il n'est constitué que par une musculeuse et une muqueuse. Les cellules épithéliales de cette dernière ont des noyaux d'aspect très différent, peut-être en rapport avec des phénomènes de sécrétion. Le chorion muqueux renferme de nombreux amas lymphoïdes. La position de ces canaux dans la couche musculeuse de la vésicule biliaire, permet de penser qu'ils sont aplatis sur toute leur longueur lors des contractions de la vésicule ; le reflux de la bile est ainsi rendu impossible, ce que justifie encore l'absence habituelle de valvules à l'orifice du conduit hépato-cystique principal dans la vésicule biliaire.

Le conduit hépato-entérique rattache directement le parenchyme hépatique au duodénum ; sa structure est analogue à celle du conduit cystico-entérique.

Des conduits pancréatiques, il n'en persiste habituellement que deux qui dérivent des conduits des ébauches ventrales. Un cordon plein fibreux correspondant à un kyste de liquide pancréatique représentait chez un des animaux étudiés, les restes du conduit pancréatique dorsal.

La muquense de ces conduits est moins plissée que celle des voies biliaires. L'épithélium ne forme pas non plus de cryptes s'enfonçant dans le derme et la couche musculaire est moins épaisse.

En abordant l'intestin près de la terminaison de l'anse duodénale, tous ces canaux perdent leur musculeuse et ne présentent aucune trace de lormation sphinctérienne.

Les canaux pancréatiques se placent l'un à côté de l'autre dans la muqueuse intestinale, la parcourent un certain temps, puis se terminent côte à côte, au niveau d'une même saillie de la muqueuse. Les conduits biliaires occupent d'abord dans le chorion du duodénum une position différente : ils sont situés l'un au-dessus de l'autre, descendent un certain temps sous la musculeuse intestinale, puis se placent l'un à côté de l'autre et débouchent au même niveau par deux papilles différentes séparées par une petite fente garnie de nombreuses villosités.

Le diverticule pancréatique ventral qui s'isole quelquefois chez l'embryon peut se retrouver chez l'adulte sous forme d'un cul de sac plissé, situé dans la muqueuse intestinale entre la portion terminale des conduits pancréatiques ventraux.

GLANDES DÉRIVÉES DE L'APPAREIL DIGESTIF

HYPOPHYSE (2, 4, 6)

Les premières phases du développement de l'hypopbyse des Chéiroptères que j'ai étudiés, ont un aspect très particulier (2). Au début, l'hypopbyse se présente sous la forme d'un diverticule aplati, sur lequel la première ébauche de l'infundibulum marque une empreinte. Celle-ci se transforme en une large échancrure, tandis qu'une crête verticale et médiane se développe sur l'ébauche hypophysaire et que les bords latéraux de ce diverticule s'épaississent progressivement. A ce stade, l'ébauche possède en section transversale un aspect trilobé, analogue à celui que Gaupp a reconnu à l'ébauche hypophysaire des Reptiles. En réalité, il n'y a pas, chez les Chéiroptères, trois diverticules hypophysaires comme chez les Reptiles, mais une ébauche unique profondément modifiée.

Ultérieurement la crête médiane s'atrophie sans donner naissance à des cordons glandulaires ; les bourrelets latéraux résultant de la transformation des bords latéraux du diverticule primitif, sont au contraire destinés à prendre une grande part dans la formation de la glande. Les lobes latéraux ainsi constitués ne semblent pas homologables à ceux que Chiarugi et Rossi ont signalé chez les Mammifères et les Oiseaux.

— Chez le Canard, le diverticule hypophysaire présente à certains stades des connexions extrêmement intéressantes, avec les cavités céphaliques prémandibulaires (4, 6). Dans le courant du quatrième jour de l'incubation chez le Canard, l'intestin antérieur se prolonge en avant par une fente, l'homologue, d'après Kupffer, de l'intestin préoral de l'Ammocœte et de l'Esturgeon. Aux dépens du tissu qui borde cette

fente naissent les cavités céphaliques et leur cordon d'union. La paroi ventrale de ce petit recessus est en contact avec la paroi dorsale de la poche hypophysaire. Cette dernière, de nature ectodermique, disparaît; l'ébauche hypophysaire est alors limitée en arrière par une lame entodermique, unie aux cavités céphaliques par le cordon d'union tendu entre les cavités prémandibulaires.

La moitié gauche de ce cordon disparaît plus tard, probablement par suite du développement d'une branche vasculaire; la cavité prémandibulaire droite paraît alors seule en connexion avec l'ébauche hypophysaire par un cordon cellulaire plein, destiné à disparaître ultérieurement.

APPAREIL RESPIRATOIRE

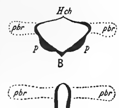
ORIGINE DES POUMONS CHEZ LES VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS SIGNIFICATION DE L'APPAREIL PULMONAIRE

(27, 28, 32, 33, 34)

Les premiers stades du développement de l'appareil pulmonaire chez les Vertébrés supérieurs peuvent se caractériser de la façon suivante : l'organe en question prend naissance sur une région du tube digestif que j'ai nommée intestin post-branchial et qui se constitue après l'intestin branchial proprement dit. L'ébauche de l'appareil pulmonaire est paire, bilatérale, et se forme aux dépens d'un relief homologue de la crête branchiale et d'une façon analogue à celle qui a présidé à l'apparition des poches branchiales entodermiques. Par suite de phénomènes que je n'ai pu élucider, peut-être par suite de torsions qui se produisent dans la région céphalique de l'embryon, l'ébauche pulmonaire gauche est la plus précoce. Tandis que les reliefs qui donnent naissance aux poches branchiales entodermiques vont s'appliquer contre l'ectoderme, les reliefs pulmonaires, bien qu'homologues des précédents, ne sont en rapport qu'avec la cavité pleuro-péritonéale dans laquelle ils proéminent, recouverts de mésenchyme et de splanchnopleure. L'ébauche de la

trachée n'est qu'une formation secondaire, ainsi chez le Canard, ou bien se différencie tardivement, aux dépens de l'intestin post-branchial, comme chez le Poulet et le Minioptère. Un phénomène de constriction isole de l'œsophage les ébauches pulmonaires ; elles ne sont plus appendues alors qu'à la trachée.

En ce qui concerne la signification morphologique de l'ébauche pulmonaire, la constatation que chez les embryons de Canard, cette ébauche se développe sur une crête qui prolonge les poches branchiales est de première importance. Cette région de l'intestin post-branchial a porté certainement des branchies chez les ancêtres des Vertébrés supérieurs; mais comme les poumons se forment à une certaine distance de la branchie actuelle la plus postérieure, je pense que ces organes ne dérivent pas de la transformation de poches branchiales entodermiques persistantes, comme Gotte, Fol et Kastschenko le supposaient ; leur formation serait due plutôt à la réapparition de diverticules branchiaux dans une région de l'intestin qui en avait possédé précédemment.



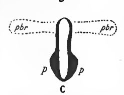


Fig 3. — Coupes transversales schématiques du tube digestif passant par l'ébauche des poumons, *P*. En ligne pointillée est figurée la projection de la dernière poche branchiale, *pbr*.
Hch, gouttière et crête hypocordales; A, chez le Canard; B, chez le Poulet; C, chez le Minioptère.

Chez le Poulet et le Minioptère, les ébauches des poumons, tout en étant bilatérales et paires comme chez le Canard, ne sont plus situées sur le prolongement de la zone des poches entodermiques branchiales. Elles apparaissent en un point situé plus ventralement que ces dernières. Le schéma ci-dessus résume les rapports des bourgeons pulmonaires sur des coupes transversales de l'intestin céphalique, et leur position

vis-à-vis de la projection dans le sens antéro-postérieur des fentes branchiales.

On se rendra facilement compte du déplacement de ces bourgeons sur les parois latérales du tube digestif. Nettement latéraux chez le Canard, ils deviennent presque ventraux chez le Minioptère, après avoir passé par une position intermédiaire chez le Poulet C'est là un phénomène à rattacher à l'*accélération embryogénique* sur laquelle Perrier a récemment attiré l'attention. Le développement du Poulet et du Minioptère se faisant plus rapidement que celui du Canard, les ébauches du poumon se sont rapprochées de la position qu'elles devront bientôt occuper à la face ventrale du pharyngo-œsophage.

L'ébauche des sacs pulmonaires apparait donc comme étant en train de changer de position chez les Vertébrés supérieurs actuels. Ce déplacement s'accompagne de la disparition d'une formation ancestrale, l'hypocorde. Cet organe, encore énigmatique, bien étudié chez les Oiseaux par M. Nicolas, est beaucoup plus développé chez le Canard que chez le Poulet et n'existe plus chez le Minioptère. Il y a vraisemblablement corrélation entre le déplacement du côté ventral des bourgeons des poumons et la disparition de la gouttière ou de la crête hypocordale.

APPAREIL GÉNITO-URINAIRE

ORGANE EXCRÉTEUR RUDIMENTAIRE DE LA RÉGION CLOACALE ET DISPOSITIONS PRÉSENTÉES PAR L'EXTRÉMITE CAUDALE DU CANAL DE WOLFF CHEZ LES OISEAUX (22, 23)

Chez un certain nombre d'Oiseaux, au moment où se constitue le corps de WOLFF, à la fin du troisième jour de l'incubation, se développe un organe excréteur rudimentaire dans la région de l'intestin postérieur (22). Il est constitué par un certain nombre de petites vésicules à paroi épithéliale, qui apparaissent au côté ventral du canal de WOLFF. Ces vésicules dont le nombre ne dépasse pas cinq ou six chez le Canard prennent naissance par des processus différents ; les unes sont produites par un diverticule de la cavité cœlomique qui se renfle à son extrémité distale et s'étrangle au point où il est encore rattaché à la paroi de la cavité générale ; d'autres se creusent dans de petits amas cellulaires plus compacts que le mésoderme ambiant. J'ai observé aussi un cordon plein, né de la paroi cœlomique, qui s'enfonce dans la région homologue de la pièce intermédiaire et se creuse d'une cavité à son extrémité libre. Cet organe ainsi constitué est situé à une assez grande distance des derniers canalicules wolffiens ; il se développe d'une façon comparable

aux reins précurseurs et primitifs des embryons d'Oiseau, mais il reste dans un état rudimentaire. A aucun moment n'apparaissent de formations glomérulaires et ce n'est qu'exceptionnellement que l'une des vésicules débouche à la face ventrale du canal de Wolff.

Cet organe excréteur rudimentaire qui disparaîtra peu de temps après sa formation n'est pas comparable au rein caudal des Téléostéens signalé par Felix, mais d'après les données de cet auteur, on peut le considérer comme appartenant à la même génération de canalicules excréteurs que ceux du mésonéphros.

— D'après mes observations chez les embryons de Canard et d'Oie, le canal de Wolff s'accroît vers l'extrémité caudale aux dépens de ses propres éléments, sans aucune connexion avec l'ectoderme ou le mésoderme (23). Lorsque la queue de l'embryon se forme, grâce aux plissements bien connus, il s'enfonce dans une masse d'aspect mésenchymateux, homologue de la pièce intermédiaire, puis continuant à s'allonger, il vient s'appliquer contre la paroi du cloaque sur une certaine longueur. A ce niveau l'entoderme est légèrement soulevé en une crête longitudinale, mais sans donner naissance à de véritables cornes du cloaque. La fusion du canal de Wolff et de l'intestin cloacal se fait alors en plusieurs points, le canal paraît déboucher dans le tube digestif par plusieurs orifices ; finalement toute la portion du conduit urinaire primitif qui longe le cloaque se fusionne avec lui : l'extrémité postérieure et primitive du canal de Wolff ne répond donc pas au point où ce conduit se jette dans l'intestin postérieur chez des embryons relativement âgés. Parfois le canal de Wolff après s'être accolé suivant une certaine longueur, à la paroi du cloaque, continue à s'accroître vers l'extrémité de l'embryon et vient se placer à la face ventrale et latérale de l'intestin caudal.

La queue des embryons d'Oiseau, région qui possède déjà un certain nombre d'organes rudimentaires aurait ainsi un rudiment d'organe excréteur, et l'abouchement du canal de Wolff dans le cloaque serait peut-être comme l'ouverture de l'intestin au *proctodaeum*, une disposition acquise durant l'évolution phylogénétique des Vertébrés.

REIN EN FER A CHEVAL (3)

Cette anomalie est presque banale, mais sa genèse est encore controversée et cela surtout faute de pièces où les rapports de l'organe aient été conservés.

L'observation que j'ai faite a porté sur un fœtus humain mâle de sept mois.

La fusion des deux reins s'était faite par leur extrémité inférieure. Des deux uretères, le gauche, immédiatement au-dessous du rein est tangent à la ligne médiane. L'uretère droit est plus éloigné du plan médian ; au hile respectif des glandes, les uretères se divisent chacun en trois rameaux dont deux vont aux masses verticales du fer à cheval, une à sa branche horizontale. J'ai supposé que la situation anormale de l'uretère gauche était primitive et que c'était à elle qu'il fallait attribuer le rapprochement de l'ébauche rénale gauche et de l'ébauche rénale droite, provoquant consécutivement la juxtaposition intime des extrémités inférieures des deux glandes.

APPAREIL NERVEUX

MÉTAMÉRIE ET PREMIERS STADES DE DÉVELOPPEMENT DU CERVEAU ANTÉRIEUR PRIMITIF DES OISEAUX (5, 7)

J'ai indiqué précédemment les caractères des segments métamériques que présente le cerveau antérieur primitif des emhryons d'Oiseau. Chez le Faisan doré, des quatre neuromères du cerveau antérieur, le premier

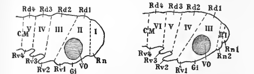


Fig. 4. — Schéma de la métamérisation du cerveau antérieur de l'embryon de Faisan.

Fig. 5. — Schéma de la métamérisation du cerveau antérieur de l'embryon de Poulet. — I, II, III, IV, V, VI, segments métamériques; *Rn*, *Rn* 1 et 2, replis juxta-neuroporiques, *Rd* 1, 2, 3, 4; replis dorsaux; *Rv* 1, 2, 3, 4, replis ventraux; *Gi*, gouttière inter-optique; *Vo*, vésicule optique; *CM*, cerveau moyen.

donnera le lobe olfactif impair ; le second fournira le prosencéphale, sur le toit les vésicules hémisphériques, sur les parois latérales les vésicules oculaires, sur le plancher le sinus ventral de l'infundibulum

ou *saccus vasculosus*, région où se développera plus tard le processus infundibulaire. Le troisième neuromère formera le parencéphale, du côté du toit une épiphyse, sur le plancher le sinus dorsal de l'infundibulum ou recessus mamillaire de His. Du quatrième neuromère dérive le diencéphale qui proémine du côté ventral où se développera la région interpédonculaire.

Chez le Poulet, il y a cinq neuromères dans le cerveau antérieur ; le lobe olfactif impair, dérive chez cet Oiseau de la fusion de deux neuromères, et correspond chez le Faisan à un seul segment métamérique. Il acquiert donc même valeur que le prosencéphale, le parencéphale et le diencéphale ; c'est un encéphalomère du cerveau antérieur.

La segmentation primitive observée chez les Oiseaux par Hill laisserait donc des traces persistantes qui se raccordent avec les divisions métamériques secondaires ou encéphalomériques décrites par Zimmermann, Froriep, Neumayer.

Certains auteurs, Kupffer, His, Beraneck, ont attiré l'attention sur la disposition métamérique des formations du toit du cerveau antérieur primitif, épiphyses et commissures. Les formations du plancher du futur cerveau intermédiaire présentent donc aussi une disposition segmentaire.

ÉPIPHYSES ET PARAPHYSES (7, 47)

J'ai observé chez de jeunes embryons de Faisan doré une évagination du toit du parencéphale, segment du cerveau antérieur primitif (7). Cette évagination n'est pas l'épiphyse postérieure ou pinéale qui se développerait sur une région contiguë à la vésicule cérébrale moyenne ; elle ne répond pas non plus à l'épiphyse antérieure ou paraphyse ; en effet, cette dernière se développe en avant du *velum transversum* ; le diverticule que j'ai observé serait plutôt l'homologue d'un organe que Hill a décrit chez un Poisson, *Coregonus albus*. Cet organe serait d'après Kupffer une troisième épiphyse, intermédiaire à la paraphyse et à l'épiphyse pinéale. Je ne l'ai observée que chez le Faisan et ne l'ai pas

rencontrée chez d'autres embryons d'Oiseaux. Elle serait à rapprocher également de la vésicule épiphysaire antérieure des Cyclostomes à laquelle STUDNICKA conteste la qualification de paraphyse en l'assimilant à la vésicule antérieure de *Coregonus* à cause de ses rapports avec la commissure supérieure, formation qui n'était pas encore développée chez les embryons de Faisan que j'ai étudiés.

— A un certain stade du développement des Sélaciens, LOCY a observé sur le toit du cerveau intermédiaire des vésicules paires, ébauches passagères d'yeux pariétaux disparus, dont une paire donnerait par fusion l'organe pinéal. LOCY aurait aussi retrouvé ces vésicules optiques accessoires chez l'embryon de Poulet de vingt-quatre heures. SAINT-REMY a observé sur les bords d'une plaque cérébrale d'embryon de Poulet anencéphale, des vésicules creuses, issus de l'épithélium nerveux. SAINT-REMY, dont l'interprétation est admise par RABAUD, pense que son observation peut prouver que le mode de développement actuel de l'épiphyse et de la paraphyse chez les Oiseaux, aux dépens d'une ébauche impaire, a été précédé d'un mode de développement aux dépens d'ébauches paires.

J'ai retrouvé les mêmes vésicules chez des embryons anencéphales (47); mais j'ai toujours vu coexister avec les vésicules situées sur les bords de la plaque médullaire, d'autres bourgeons creux ou pleins situés dans la région moyenne de la lame nerveuse. La ressemblance frappante qui existe entre ces diverses formations me les fait plutôt considérer comme de simples bourgeons massifs ou kystiques sans valeur phylogénétique. Chez un embryon de Poulet de quatre-vingt-dix-huit heures dont le cerveau antérieur était normal, j'ai cependant observé une double rangée de vésicules creuses nées du toit du tube cérébral. Comme les embryons anencéphales, ce dernier embryon de Poulet avait été soumis à des influences tératogènes ; pas plus que les précédents il n'est donc possible de se servir de cette observation pour confirmer les indications de LOCY.

APPAREIL CIRCULATOIRE

———

ORIGINE DE L'ÉBAUCHE CARDIAQUE DES OISEAUX (13)

L'ébauche du cœur des Oiseaux tire son origine de cellules mésenchymateuses nées de l'entoderme ou du mésoderme, au-dessous des premiers rudiments du cœlome, à l'extrémité céphalique de l'embryon. Ces cellules mésenchymateuses vaso-cardiaques forment, en se réunissant les unes aux autres, deux groupes de tractus cellulaires lâches et situés latéralement assez loin de la ligne médiane.

Par suite de l'isolement de la tête de l'embryon et de la formation de l'intestin antérieur, les deux groupes de cellules vaso-cardiaques se rapprochent l'un de l'autre, au-dessous de la splanchnopleure et arrivent presque en contiguïté, en arrière de l'union médiane des deux cavités cœlomiques. A ce moment la constitution des deux ébauches est différente suivant le point considéré. Latéralement, les tractus cellulaires ont pris un aspect compact et se transforment ultérieurement en un vaisseau, les veines vitellines ; par contre, là où les deux groupes de cellules sont voisins l'un de l'autre, séparés seulement par un léger intervalle, les deux ébauches proprement dites du cœur sont formées de cellules peu serrées, lâchement unies entre elles et laissant dans leurs intervalles de larges vacuoles.

Les ébauches cardiaques proprement dites ou endocardiques ainsi

caractérisées vont à la rencontre de cellules détachées du mésenchyme céphalique, qui sont les ébauches des aortes ascendantes ; elles viennent en même temps se placer au côté dorsal de la cavité pariétale médiane dont elles dépriment le toit en deux profondes gouttières. Les lèvres de ces gouttières se rapprochent et entourent les deux cordons cellulaires du cœur smbryonnaire, de deux tubes, les tubes cardiaques externes ou myocardiques. L'union des deux cavités coelomiques sur-la ligne médiane étant antérieure à la position du cœur à la face ventrale du tube digestif, il n'y a pas de mésocarde ventral dans la plus grande partie de l'ébauche cardiaque. Les deux cordons cellulaires endocardiques sont unis en deux points par de minces travées pleines de cellules mésenchymateuses ; les vacuoles qu'ils présentaient aux stades jeunes se fusionnent, ainsi sont constitués deux tubes creux, dont les cellules pariétales s'aplatissent et prennent un aspect endothélial. Les deux tubes endothéliaux, ou endocardiques, enveloppés par les tubes myocardiques se continuent du côté caudal avec les ébauches encore pleines des veines omphalo-mésentériques, en avant avec les rudiments des aortes ascendantes.

Ultérieurement, les deux tubes endocardiques se soudent en un seul. La fusion débute au point où les cordons cellulaires cardiaques étaient unis par des travées mésenchymateuses. Les tubes myocardiques se confondent aussi et rattachent par l'intermédiaire du mésocarde dorsal l'ébauche du cœur au tube digestif.

L'inégalité qui semble exister très tôt entre les deux ébauches cardiaques, la gauche étant la plus développée, se complique au moment de la fusion des deux tubes endocardiques d'une dyssymétrie entre les deux veines omphalo-mésentériques. L'axe de la portion terminale de la veine du côté gauche tombe sur le plan sagittal médian, en avant de l'axe de la veine vitelline droite. Le courant sanguin présentera dans le tube endocardique, à cause de la disposition des vaisseaux afférents du cœur, un mouvement de progression hélicoïdale dans le sens du déplacement des aiguilles d'une montre.

C'est cette rotation de la veine liquide qui influe sur la forme du tube endocardique très mince, et lui donne, alors qu'il est encore rectiligne, l'aspect d'un tube ayant subi une torsion sur son axe longitudinal. C'est cette torsion qui détermine le sens de la flexion de

l'ébauche cardiaque lorsque cette dernière continue à s'allonger, alors que ses deux extrémités se rapprochent l'une de l'autre, par suite du rétrécissement de la cavité pariétale. L'anse cardiaque classique de l'embryon d'Oiseau est alors constituée.

RESTES VALVULAIRES NORMAUX ET ANORMAUX DANS L'OREILLETTE DROITE DU CŒUR HUMAIN ADULTE FORMATION DE LA CLOISON INTERAURICULAIRE (1, 45)

Depuis les remarquables travaux de Born et de Röse le développement de la cloison interauriculaire des Mammifères est désormais connu. L'anatomie descriptive ne semble pas avoir bénéficié jusqu'ici des découvertes de ces embryologistes.

J'ai eu l'occasion d'examiner un cœur de femme âgée qui présentait des formations réticulées que Chiari et Przewoski ont rapporté à la transformation de la valvule veineuse droite du cœur de l'embryon (1) La zone ovale de ce cœur était aussi très développée et perforée en plusieurs points. J'ai interprété l'existence de ces orifices d'après les données de Born, Röse et Lindes. Ce sont des perforations qui font communiquer chez l'embryon, pour des raisons physiologiques, la cavité du cœur droit avec celle du cœur gauche. Lorsque la circulation pulmonaire prend un développement considérable, l'oreillette gauche reçoit autant de sang que la droite ; les perforations de la cloison interauriculaire n'ont plus aucun rôle. Elles sont pour la plupart oblitérées par végétation de l'endocarde et formation de conjonctif élastique. Il arrive fréquemment chez les animaux, (Röse, Bruch) plus rarement chez l'homme (Rokitansky) qu'elles ne soient pas oblitérées par la végétation endocardique ; elles persistent alors sans occasionner aucun trouble pathologique.

Normalement aussi, j'ai toujours trouvé, soit sur des cœurs d'enfants,

soit sur des cœurs d'adultes, des restes plus ou moins accentués de la valvule veineuse gauche de l'embryon (45). Souvent même l'espace intersepto-valvulaire, compris entre la valvule veineuse gauche et la cloison primaire des oreillettes, persiste totalement ou en partie ; il est le plus souvent en communication avec la cavité de l'oreillette par des perforations de la valvule. L'appareil valvulaire veineux de l'embryon ne semble donc pas s'atrophier au niveau de la veine cave inférieure ; la valvule veineuse droite donne la valvule d'Eustachi ; la valvule veineuse gauche se soude plus ou moins complètement à la cloison interauriculaire.

SQUELETTE. LIGAMENTS. MUSCLES

VARIATIONS DES INSERTIONS MUSCULAIRES SUR LA TUBÉROSITÉ ISCHIATIQUE CHEZ L'HOMME (49)

Les insertions du biceps fémoral, du demi-tendineux et du demi-membraneux sur la tubérosité ischiatique ont été acquises dans le cours du développement phylogénétique et même d'après certains auteurs durant l'évolution ontogénétique de l'embryon humain. Aussi le grand ligament sacro-sciatique a-t-il été considéré comme le vestige de la portion du biceps primitivement comprise entre l'ischion et l'iléon et des faisceaux caudaux de ce même muscle, du demi-tendineux et du demi-membraneux. Il n'est donc pas sans intérêt de chercher à préciser chez l'homme les insertions des muscles ischiatiques.

Il existe un type fœtal caractérisé par l'insertion linéaire du biceps et du demi-tendineux et la division en deux plans du tendon bicipital. Un type adulte dérive du précédent par extension de la surface d'insertion du biceps, la division fœtale du tendon de ce muscle n'étant plus représentée que par la continuité habituelle de ses fibres superficielles avec le grand ligament. Tous les autres cas observés peuvent être ramenés au précédent, à part quelques rares exceptions.

La continuité des tendons du biceps et du demi-tendineux avec le grand ligament sacro-sciatique se présente avec une fréquence remarquable surtout en ce qui concerne le biceps. Ce fait résulte des rapports primitifs et génétiques qui existent entre les muscles et le grand ligament.

EMBRYOLOGIE EXPÉRIMENTALE

INFLUENCE TÉRATOGÉNIQUE DE LA LÉSION DES ENVELOPPES SECONDAIRES DE L'ŒUF DE POULE (35, 36, 50)

En recherchant l'effet d'inoculations de diverses cultures microbiennes sur des œufs de Poule, j'ai constaté qu'une piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf possédait une influence troublante sur l'évolution de l'embryon.

Les piqûres pratiquées aseptiquement et portant au voisinage du point culminant de l'œuf, par conséquent près du germe, donnent assez fréquemment naissance à une adhérence plus ou moins résistante, entre le point lésé de la membrane coquillière et la région du germe située immédiatement au-dessous. A ce niveau il y a absence totale d'éléments cellulaires du blastoderme. Ce résultat est du reste d'ordre secondaire dans la production des troubles du développement.

D'une façon générale la piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf, faite dans le voisinage du germe, a une action tératogène très puissante sur l'embryon et sur ses annexes. Elle produit aussi un grand nombre d'arrêts de développement et de déviations de l'embryon. Les piqûres faites au voisinage de la grosse et de la petite extrémité de l'œuf, donnent des résultats identiques.

Les lésions portant au niveau du point le plus inférieur de l'œuf,

c'est-à-dire au pôle inférieur, n'occasionnent que des anomalies sans importance, telles que déviations de l'embryon et déformations de l'aire vasculaire. C'est donc en ce point que devront être faites les injections de substances dont on essaye le pouvoir tératogène sur l'œuf de Poule.

La lésion des diverses enveloppes possède une influence tératogénique différente. La rupture de la coquille de l'œuf n'est susceptible de troubler le développement du germe, que si elle s'accompagne de modifications de la membrane coquillière. La rupture de la coquille et de la membrane coquillière provoque des modifications profondes du développement de l'embryon et de ses annexes. La piqûre de l'albumine dans le voisinage du germe a une puissance tératogène moins considérable que la lésion des trois enveloppes à ce niveau.

Pour restreindre l'effet de la piqûre à l'albumine qui avoisine le germe, il suffit de piquer l'œuf au niveau du point culminant, puis de le retourner de 180 degrés. La couche d'albumine en contact avec le germe est toujours la même.

La piqûre de la membrane coquillière dans les environs du germe paraît avoir une très grande influence tératogénique ; elle peut être comparée à la lésion de l'endothélium des vaisseaux, capable d'apporter des troubles considérables dans le liquide sanguin. L'œuf de Poule se comporte comme un véritable organisme dont toutes les portions ont une importance et dont les lésions, en apparence insignifiantes, peuvent modifier plus ou moins profondément l'évolution de l'embryon.

SPÉCIFICITÉ DE L'ACTION TÉRATOGÉNIQUE DE LA PIQURE DES ENVELOPPES SECONDAIRES DE L'ŒUF DE POULE (41)

On ne connaît pas jusqu'ici de procédé tératogénique ayant une action spécifique sur les embryons des Vertébrés supérieurs, spécialement sur les œufs d'Oiseaux. Dareste, Fol et Warynski ont échoué dans leurs recherches. L'action tératogène de la piqûre des enveloppes de l'œuf se localise nettement à une partie du germe. Dans le cas de piqûre au niveau du blastoderme, 78 p. 100 des malformations produites appar-

tiennent au tube nerveux ; la plupart des autres anomalies notées intéressent les torsions de l'embryon et ne touchent aucun autre organe ; d'autres modifications, très rares il est vrai, paraissent bien sous la dépendance des troubles de l'évolution du système nerveux : ainsi l'absence d'une ou des deux vésicules auditives. A la suite de piqûre faite par la chambre à air, 87 p. 100 des malformations produites intéressent le tube nerveux ; tous les embryons obtenus après piqûre par la petite extrémité de l'œuf ont des anomalies du système nerveux. Il y a donc là une localisation tout à fait élective de l'action tératogène obtenue par le procédé de la piqûre de l'œuf. Pareil résultat n'a jamais été obtenu chez les Amniotes ; il est possible de le rapprocher de ceux de O. Hertwig, Gurwitsch, Herbst, qui ont opéré sur des Amphibiens. Il faut du reste remarquer que chez ces animaux, il est plus facile d'orienter à son gré l'évolution de l'embryon. L'œuf est accessible aux influences expérimentales avant même d'être fécondé ; il n'en est pas de même pour l'œuf d'Oiseau. Au moment de la ponte il renferme déjà un germe segmenté très développé ; on a à lutter chez les Oiseaux avec une individualité du germe, mieux marquée que chez les Amphibiens.

VARIATIONS EXPÉRIMENTALES DANS L'ORIENTATION DE L'EMBRYON DANS L'ŒUF DE POULE (44)

La piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf de Poule, détermine un grand nombre de déviations de l'embryon et une proportion assez forte d'interversions ou rotations de 180 degrés. Ces déviations ne me paraissent devoir être rapportées qu'à la mobilité du jaune à l'intérieur de l'albumine. Pourtant dans un cas, j'ai observé un embryon parfaitement normal, dévié de 90 degrés, sur une aire vasculaire qui n'avait subi aucune rotation. Il peut donc y avoir déviation de l'embryon sans rotation du reste du blastoderme.

L'inversion de la torsion sur l'axe longitudinal de l'embryon est assez fréquente, la position de la chambre à air ne semble avoir aucune influence sur le sens de cette torsion.

ANOMALIES EXPÉRIMENTALES DE L'AIRE VASCULAIRE D'EMBRYON DE POULET (43)

Les arrêts de développement de l'aire vasculaire, l'absence de formations de vaisseaux par transformation des cordons sanguins primitifs obtenus par piqûre de l'œuf, coïncident avec une atrophie de l'embryon suivie de dégénérescence. Dans ces cas, la mort de l'embryon ne me paraît pas due à la transformation incomplète des cordons sanguins primitifs en vaisseaux et en globules sanguins, mais à une toute autre origine. En effet, j'ai observé des embryons qui se développaient normalement et vivaient un certain temps, l'aire vasculaire ne renfermant que de très rares vaisseaux, et ces derniers étant très pauvres en globules sanguins.

Une très légère pression, comme celle occasionnée par un débris de coquille suffit pour arrêter complètement, en un endroit déterminé, le développement du blastoderme.

Il est possible de déterminer ainsi des encoches très profondes dans l'aire vasculaire ; mais ces déformations par défaut ne semblent avoir aucune influence sur l'évolution normale de l'embryon.

Lorsque l'encoche du bord de l'aire vasculaire ne correspond pas à l'origine d'un gros tronc vitellin, le cours des vaisseaux extra-embryonnaires peut-être régulier. Dans le cas contraire, les modifications peuvent porter, soit sur le mode de ramification du vaisseau, soit sur l'étendue de son territoire. L'absence d'un des principaux vaisseaux vitellins peut se rencontrer quelquefois ; elle n'est pas en rapport direct avec le côté où siège la déformation de l'aire vasculaire et peut coïncider avec une disposition parfaitement normale de l'embryon et des vaisseaux intra-embryonnaires.

Sur une aire vasculaire à contour parfaitement régulier, la piqûre de l'œuf détermine parfois des distributions anormales de vaisseaux : asymétries, atrophie d'un territoire vasculaire, suppléance par le vaisseau correspondant, mais jamais d'hétérotaxie.

MALFORMATIONS EXPÉRIMENTALES DU SYSTÈME NERVEUX ET DE SES DÉRIVÉS CHEZ L'EMBRYON DE POULET

(37, 38, 39, 40, 42, 46, 47, 48)

L'action tératogénique de la piqûre de l'œuf se localisant presqu'exclusivement sur le système nerveux, il est facile d'obtenir ainsi un grand nombre d'anomalies des ébauches cérébrales et médullaires.

Il existe un certain rapport entre la position de la piqûre et les régions de la plaque médullaire où la fermeture en un tube nerveux ne s'effectue pas. Lorsque la piqûre porte en avant de l'embryon, la non-soudure des lèvres de la gouttière médullaire s'observe surtout dans la région cérébrale et se prolonge rarement dans la zone médullaire du tube nerveux (37).

Dans les cas de piqûre en arrière du germe, il est rare de trouver la plaque médullaire étalée seulement dans la région cérébrale ; plus rare encore d'observer l'absence de transformation en tube nerveux limitée à la région médullaire ; le plus fréquemment, lorsqu'il y a non-soudure des lèvres de la gouttière médullaire, c'est sur toute la longueur de l'axe nerveux qu'elle s'est produite.

Dans ces cas d'étalement, la croissance de la plaquo médullaire se fait surtout en épaisseur ; malgré ce fait, la lame nerveuse peut présenter dans la région cérébrale, par exemple, une extension dans le sens transversal assez considérable. Il n'est pas très rare alors de voir prendre naissance un tube nerveux d'apparence normalo par un processus d'ordre secondaire.

La lésion des enveloppes de l'œuf détermine quelquefois chez l'embryon des absences de développement de portions de la plaque médullairo (38). Ces anomalies ne déterminent pas de grandes déformations du corps de l'embryon ; le mésenchyme compense la malformation. Par contre, l'atrophie ou le non-développement de l'axe nerveux sur une très grande longueur entraînent, surtout du côté du corps de Wolff, des

modifications importantes. Lorsque la plaque nerveuse reste étalée, la forme du corps de l'embryon est peu modifiée dans la région médullaire, plus altérée dans la région céphalique : l'hypocorde, la corde et les fentes branchiales en ressentent les effets. Les ébauches oculaires primitives présentent dans les mêmes expériences de nombreuses anomalies (39). Leur absence ou leur atrophie sont fréquentes. Il n'y a jamais d'ébauche cristallinienne du côté où l'une des deux vésicules optiques ne s'est pas développée. L'ébauche du cristallin correspond toujours, même à distance à une invagination optique ; la vésicule optique primitive peut se déprimer en cupule rétinienne sans qu'il se soit développé une ébauche cristalinienne.

Les cloisonnements et les bourgeonnements du tube nerveux sont fréquents après piqûre de l'œuf (40). La région de choix pour cette anomalie est la partie moyenne de l'ébauche médullaire, en avant du point où les artères omphalo-mésentériques naissent des aortes descendantes. D'une façon très générale, lorsque le tube nerveux donne naissance dans la région médullaire à des bourgeons nombreux, ses dimensions diminuent beaucoup. Il peut arriver qu'une plaque médullaire étalée fournisse des bourgeons multiples, sous forme de vésicules creuses. Sans qu'il y ait formation de gouttière, l'une de ces vésicules peut se transformer peu à peu en un tube nerveux petit, mais de forme normale. Il y a là comme dans la région céphalique, la possibilité de la formation secondaire d'un tube nerveux, aux dépens d'une plaque médullaire étalée.

Sous les mêmes influences tératogènes, l'ébauche nerveuse est susceptible de se dédoubler (42). Ce phénomène peut se produire suivant le plan de symétrie bilatérale de l'embryon, ou suivant un plan frontal.

Le dédoublement suivant un plan sagittal est dû soit à la formation de deux gouttières aux dépens d'une seule plaque nerveuse, soit au cloisonnement d'un tube nerveux déjà existant. D'autres fois le canal neurentérique semble jouer un rôle dans la production de l'anomalie. En tout cas, ces dédoublements sont bien des formations dissociées, comme l'avait déjà fait remarquer RABAUD et non des monstres splanchnodymes de L. BLANC.

Les dédoublements du tube nerveux suivant un plan frontal sont

beaucoup plus rares ; je ne les ai observés que dans la région médullaire. Ils sont susceptibles de donner naissance à une anomalie fort curieuse, l'ourentérie (48). Dans ce cas, au niveau du point où les aortes se continuent avec les artères omphalo-mésentériques, il se produit un dédoublement du tube nerveux suivant un plan frontal. Le tube nerveux ventral et la corde dépriment l'entoderme, font saillie à l'intérieur de la gouttière digestive et se prolongent à une certaine distance. En arrière du point où siège cette anomalie, il n'y a pas trace de corde dorsale et les aortes descendantes ont également disparu. A part cela l'extrémité postérieure de l'embryon est normale.

Le dédoublement du tube nerveux qui donne naissance à cette malformation est vraisemblablement très précoce et porte sur toute la partie postérieure de l'ébauche médullaire ; si le tube nerveux ventral ainsi constitué s'invagine dès sa formation dans la cavité digestive, en entraînant avec lui la corde dorsale, le tube nerveux dorsal continuera à s'accroître aux dépens des éléments de la ligne primitive ainsi qu'il résulte des recherches expérimentales de Kopsch. La portion de tube nerveux et de corde dorsale invaginés correspondra donc à l'extrémité caudale primitive.

Chez d'autres embryons la position intra-intestinale de l'extrémité caudale unique est due à l'interversion de phénomènes normaux : Le bourgeon caudal s'incurve avant qu'un reploiement du blastoderme n'ait limité l'extrémité postérieure de l'embryon et donné naissance à l'intestin cloacal. L'appendice caudal pénètre dans le tube digestif en croisant l'axe de ce tube en avant de la membrane anale, de l'intestin caudal et de l'origine de l'allantoïde.

L'ourentérie est une anomalie locale n'entraînant par sa présence aucune perturbation grave dans l'organisme. Rien ne s'oppose à ce qu'elle puisse se produire chez les Mammifères et chez l'Homme. On pourrait lui rapporter certains cas de tumeurs de la région sacro-coccygienne où le coccyx et une portion du sacrum sont restés à l'état embryonnaire, et dans lesquelles des éléments nerveux se retrouvent mêlés à de la muqueuse digestive, immédiatement en arrière du rectum.

TABLE DES MATIÈRES